

УДК 576.895.132 : 577.95

## ЭМБРИОНАЛЬНОЕ РАЗВИТИЕ *TRICHOCEPHALUS TRICHIURUS* И *EUROLEUS OESOPHAGICOLA* (NEMATODA, TRICHOCEPHALIDA)

В. В. Малахов, Б. В. Ромашов, С. Э. Спиридовонов

Дается описание эмбрионального развития и генеалогия бластомеров в раннем дроблении для двух видов трихоцефалид.

Эмбриональное развитие нематод отряда Trichocephalida Skrjabin et Schulz, 1928, включающего опасных паразитов человека и животных, все еще остается недостаточно изученным. В монографии по трихоцефалидам (Скрябин и др., 1957) приводятся данные по развитию этих нематод, полученные Фюллеборном, Аликата, Пуховым и другими авторами. Фотографии развивающегося яйца трихоцефалиды мышей приведены в атласе Капустина (1953). Описание развития яйца трихоцефалид находим и в недавних работах (Казлаускас, Шликас, 1970, Шликас, 1982). Сведения, содержащиеся в этих работах, не дают возможности составить представление о генеалогии бластомеров, ходе гаструляции и происхождении основных зачатков. В настоящей работе излагаются результаты наблюдений над развитием *Trichocephalus trichiurus* (L. 1771) — паразита кишечника человека — и *Eucoleus oesophagicola* (Soltys, 1952) — паразита землеройки *Sorex araneus*.

### МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Яйца *T. trichiurus* были извлечены из фекалий больного, страдающего трихоцефалезом. Яйца сохраняли при температуре 0 °С. Для наблюдений их помещали в препараты висячей капли. Наблюдения проводили при температуре 18—20 °С. Яйца *E. oesophagicola* были извлечены из самок, которых получали, вскрывая землероек. Методика наблюдений за их развитием не отличалась от таковой для предыдущего вида.

Наблюдения за развитием *T. trichiurus* проведены В. В. Малаховым и С. Э. Спиридовоном, данные по эмбриогенезу *E. oesophagicola* получены Б. В. Ромашовым.

### РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

1. Развитие *T. trichiurus*. Яйца имеют вытянутую форму. Длинная ось яйца соответствует передне-задней оси будущего зародыша. Размеры яиц 50—65 × 20—30 мкм. Оболочки яйца очень толстые. Снаружи яйцо одето темно-коричневой скорлупкой, на полюсах яйца видны светлые пробочки (рис. 1, а). Внутри яйца заметна более тонкая внутренняя оболочка. Полярные тельца обнаружить не удалось.

Цитоплазма яйца заполнена крупными желточными гранулами. В цитоплазме медленно перемещаются два равных по величине пронуклеуса. Примерно через сутки после начала наблюдений пронуклеусы сближаются в центре яйца и сливаются. Борозда первого деления дробления проходит перпендикулярно длинной оси оболочки яйца и делит его на два неравных бластомера: передний бластомер *AEST* и более крупный задний бластомер *P<sub>1</sub>* (рис. 1, б). Спустя сутки, задний бластомер делится неравномерно на крупный передний бластомер *BM* и более мелкий задний бластомер *P<sub>2</sub>* (рис. 1, в). Еще спустя сутки, бластомер *BM* делится в направлении, перпендикулярном длинной оси яйца.

Немного спустя, бластомеры  $AEST$  и  $P_2$  делятся в направлении, перпендикулярном направлению деления бластомера  $BM$ . В результате возникает 6-клеточная стадия (рис. 1,  $g$ ), бластомеры в которой занимают следующее положение: бластомеры  $EST$  и  $P_3$  лежат на вентральной стороне, бластомеры  $A$  и  $C$  — на дорсальной, бластомеры  $bm$  и  $\beta\mu$  занимают соответственно правое и левое

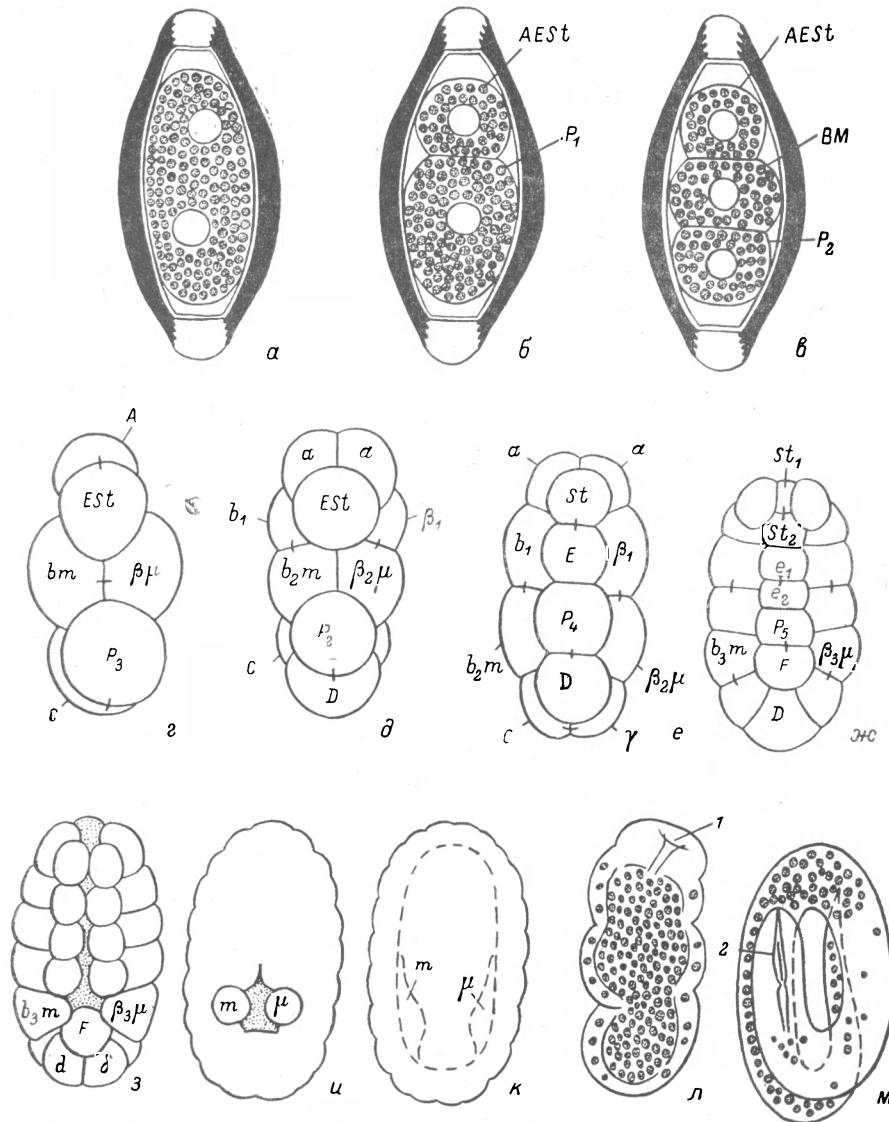


Рис. 1. Эмбриональное развитие *T. trichiurus*.

$a$  — оплодотворенное яйцо с двумя пронуклеусами, стадия:  $b$  — 2 бластомеров,  $c$  — 3 бластомеров,  $d$  — 6 бластомеров,  $e$  — 10 бластомеров,  $f$ ,  $ж$  — дальнейшее дробление,  $g$ ,  $и$  — гаструлляция,  $к$  — поздний зародыш с замкнувшимся бластопором,  $л$  — подвижный зародыш,  $м$  — сформированная личинка со стилем,  $а$ — $в$  — оболочка яйца,  $а$ — $в$ ,  $л$ ,  $м$  — желточные зерна,  $1$  — ротовое отверстие,  $2$  — стильт.

положения. Впоследствии бластомеры  $bm$  и  $\beta\mu$  делятся на переднюю пару клеток  $b_1$  и  $\beta_1$  и заднюю пару  $b_2m$  и  $\beta_2\mu$ , бластомер  $A$  — на правую клетку  $a$  и левую  $\alpha$ , а бластомер  $P_3$  — на переднюю клетку  $P_4$  и заднюю клетку  $D$  (рис. 1,  $д$ ). Наконец, и бластомер  $EST$  делится на переднюю клетку  $St$  и заднюю клетку  $E$ . На вентральной стороне зародыша оказывается цепочка клеток  $St$ ,  $E$ ,  $P_4$ ,  $D$  (рис. 1,  $е$ ). Затем клетки этой цепочки, за исключением бластомера  $D$ , делятся еще раз в продольном направлении (рис. 1,  $ж$ ). Клетки  $st_1$  и  $st_2$  предположительно дадут начало материалу стомодеума, клетки  $e_1$  и  $e_2$ , вероятно, представляют собой материал энтодермы. Потомки бластомера  $P_4$  мы обозначили как  $P_5$  и  $F$ , предполагая в переднем из них половой зачаток, хотя такое толкование

довольно произвольно. За счет размножения эктодермальных клеток — потомков бластомеров  $a$ ,  $\alpha$ ,  $b_1$  и  $\beta_1$  стомодеальные и энтодермальные бластомеры скрываются внутри зародыша (рис. 1,  $z$ ). Передний из потомков  $P_4$  (blastomer  $P_5$ ) также скрывается внутри зародыша. Процесс погружения внутрь энтодермальных, стомодеальных и полового бластомера следует рассматривать как гаструляцию. Бластопор протягивается с переднего конца зародыша до заднего в виде узкой щели, расширенной на заднем конце (рис. 1,  $z$ ). Деление бластомеров  $b_3m$  и  $\beta_3\mu$  приводит к обособлению клеток  $m$  и  $\mu$ , в которых мы предполагаем источники мезодермы. Эти клетки лежат справа и слева от отвер-

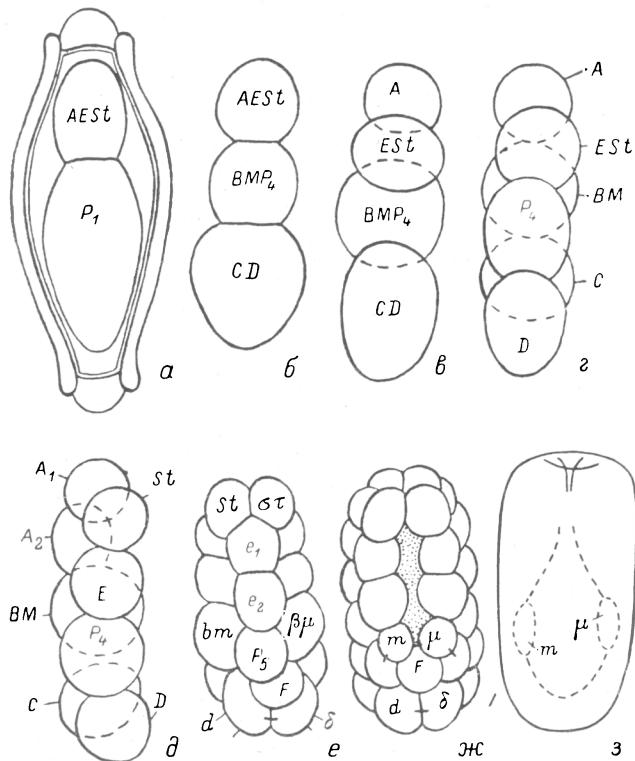


Рис. 2. Эмбриональное развитие *E. oesophagicola*.

Стадии:  $a$  — 2 бластомеров,  $b$  — 3 бластомеров,  $c$  — 4 бластомеров,  $d$ ,  $e$  — дальнейшее дробление,  $ж$  — гаструляция,  $з$  — поздний зародыш.

стия — последнего остатка бластопора вблизи заднего конца зародыша (рис. 1,  $u$ ). После их погружения внутрь зародыша бластопор полностью закрывается. У более позднего зародыша внутри виден зачаток кишечника, справа и слева от которого можно различить два продолговатых образования, которые, по-видимому, являются скоплениями мезодермальных клеток (рис. 1,  $k$ ).

Спустя 18 суток после начала развития, зародыш начинает двигаться внутри оболочки. На переднем конце зародыша прорывается дефинитивный рот (рис. 1,  $л$ ). На 22—24-е сут в яйце образуется червеобразная личинка. На переднем конце ее тела удается разглядеть двуучленный стилем (рис. 1,  $м$ ). Личинка *T. trichiurus* остается в оболочках яйца до того времени, пока последнее не окажется проглоченным хозяином.

2. Развитие *E. oesophagicola*. Развитие этого вида прослежено более фрагментарно, чем предыдущего. Наиболее ранней стадией, которую наблюдали, была стадия 2 бластомеров (рис. 2,  $a$ ). Очередные деления следуют с промежутком 10—12 ч. Передний бластомер, обозначенный как *AEST*, заметно мельче заднего бластомера  $P_1$ . Бластомер  $P_1$  делится на переднюю клетку, обозначенную как  $BMP_4$ , и заднюю клетку  $CD$ . Вскоре в продольном направлении делится и бластомер *AEST* (рис. 2,  $в$ ). Вслед за тем бластомеры  $BMP_4$  и  $CD$  делятся в направлении будущей дорсовентральной плоскости (рис. 2,  $г$ ). На стадии 8 бластомеров, формирующейся после деления клеток *A* и *EST*, зародыш

состоит из 2 цепочек клеток: вентральной, состоящей из бластомеров  $St$ ,  $E$ ,  $P_4$ ,  $D$ , и дорсальной, состоящей из бластомеров  $A_1$ ,  $A_2$ ,  $BM$ ,  $C$  (рис. 2,  $\delta$ ). Впоследствии все бластомеры зародыша испытывают деления в направлении, перпендикулярном переднезадней оси, за исключением бластомера  $E$  (который делится на переднюю клетку  $e_1$  и заднюю клетку  $e_2$ ) и бластомера  $P_4$  (который делится на переднюю клетку  $P_5$  и заднюю клетку  $F$ ) (рис. 2,  $e$ ). Дальнейшее размножение клеток — потомков бластомеров  $A_1$ ,  $A_2$  и  $BM$  — приводит к заглублению бластомеров  $st$ ,  $\sigma\tau$ ,  $e_1$ ,  $e_2$  и  $P_5$  внутрь зародыша. Дальнейшее размножение эктодермальных клеток (потомков бластомеров  $A_1$ ,  $A_2$  и  $BM$ ) приводит к постепенному сужению бластопора (рис. 2,  $ж$ ). Вблизи заднего края бластопора располагаются две клетки — потомки бластомеров  $bm$  и  $\beta\mu$ , в которых мы предполагаем источники мезодермы зародыша (рис. 2,  $ж$ ). После заглубления их внутрь зародыша бластопор замыкается. Дефинитивное ротовое отверстие прорывается на переднем конце зародыша вне связи с бластопором (рис. 2,  $з$ ). Зачаток кишечника прорастает к формирующему ротовому отверстию. По сторонам от кишечника заметны два образования, которые можно рассматривать как мезодермальные зачатки (рис. 2,  $з$ ).

Вполне сформированная личинка появляется на 25—30-й дни от начала развития. Личинка покидает яйцо только после того, как последнее будет заглоchenо хозяином.

#### ОБСУЖДЕНИЕ

Развитие нематод отряда Trichocephalida Skrjabin et Schulz, 1928 характеризуется большим своеобразием. Распределение потенций между двумя первыми бластомерами зародыша трихоцефалид отличается от такового у большинства ранее изученных нематод: передний бластомер Trichocephalida содержит материал энтодермы, стомодеума и части эктодермы, тогда как у большинства других нематод материал энтодермы и стомодеума локализован в заднем бластомере. Распределение потенций, свойственное трихоцефалидам, отмечено и для других представителей подкласса Enoplia Pearse, 1942 (Дроздовский, 1969, 1975, 1977; Малахов, Спиридонов, 1981, 1983). У трихоцефалид не формируется стадия ромба, считающаяся непременным этапом развития представителей класса нематод. Внешне стадию ромба напоминает 6-клеточная фигура у *T. trichiurus*, но плоскость такого «ромба» ориентирована во вентральной, а не в сагиттальной плоскости зародыша. У *E. oesophageicola* какие бы то ни было аналоги стадии ромба вообще отсутствуют. Тем не менее дробление трихоцефалид — это билатеральное дробление с ранним определением судьбы бластомеров. По-видимому, формирование билатерального дробления у трихоцефалид протекало в значительной степени независимо от такового в других группах нематод.

Вызывают интерес различия в характере дробления *T. trichiurus* и *E. oesophageicola*. Эти различия касаются распределения потенций между бластомерами, направления делений и геометрии расположения бластомеров. По-видимому, эти различия коррелируют с относительно далеким положением этих нематод в системе отряда Trichocephalida.

Для нематод отрядов Dorylaimida Pearse, 1942, Mermithida Artykhovsky et Kharchenko, 1977 и Dioctophymida Railliet, 1916 характерно наличие стилета во взрослом или личиночном состоянии. Стилет отмечен и у трихоцефалид (Скрябин и др., 1957). У *T. muris* Schrank, 1788 стилет отмечен у взрослых нематод, у остальных трихоцефалид стилет — характерная особенность инвазионной личинки. Все это позволяет в известной степени сближать Dorylaimida, Mermithida, Dioctophymida и Trichocephalida как группу вооруженных стилетом нематод в пределах подкласса Enoplia Pearse, 1942.<sup>1</sup>

#### Л и т е р а т у р а

Д р о з д о в с к и й Э. М. К анализу эмбриогенеза некоторых Adenophorea (Nematoda). — ДАН СССР, 1969, т. 186, № 3, с. 720—723.

<sup>1</sup> Авторы считают своим приятным долгом поблагодарить Т. Г. Логинову за предоставление материала по *T. trichiurus*.

Д р о з д о в с к и й Э. М. Дробление яйца у видов *Eudorylaimus* и *Mesodorylaimus* (Nemataoda, Dorylaimida) и роль дробления в определении состава подклассов нематод. — ДАН СССР, 1975, т. 222, № 4, с. 1005—1008.

Д р о з д о в с к и й Э. М. Об особенностях дробления яйца и значении пребластулы в эмбриогенезе нематод. — Арх. анат. гистол. и эмбриол., 1977, т. 73, № 9, с. 88—94.

К а з ла у с к а с Ю., Ш л и к а с А. Изучение эмбрионального развития трихоцефалюсов косуль и зайцев. — Acta parasitol. Lituanica, 1970, vol. 10, с. 59—67.

К а п у с т и н В. Ф. Атлас наиболее распространенных гельминтов сельскохозяйственных животных. М., Сельхозгиз, 1953. 138 с.

М а л а х о в В. В., С п и р и д о н о в С. Э. Эмбриональное развитие *Gastromermis* sp. (Nematoda, Mermithida). — Зоол. журн., 1981, т. 60, № 10, с. 1574—1577.

М а л а х о в В. В., С п и р и д о н о в С. Э. Эмбриональное развитие *Eustrongylides excisus* (Nematoda, Dioctophymida). — Зоол. журн., 1983, т. 62, № 1, с. 113—116.

С к р я б и н К. И., Ш и х о б а л о в а Н. П., О р л о в И. В. Трихоцефалиды и капиллярии животных и человека и вызываемые ими заболевания. Основы нематодологии. Т. 6. М., Изд-во АН СССР, 1957, 585 с.

Ш л и к а с А. В. Изучение эмбрионального развития нематод *Trichocephalus sylvilagi* Tiner, 1950. — В кн.: Актуальные проблемы паразитологии в Прибалтике. Вильнюс, 1982, с. 180—181.

Институт биологии развития;  
Лаборатория гельминтологии АН СССР,  
Москва

Поступило 9 III 1982

---

EMBRYONAL DEVELOPMENT OF *TRICHOCEPHALUS TRICHIURUS*  
AND *EUROLEUS OESOPHAGICOLA* (NEMATODA, TRICHOCEPHALIDA)

V. V. Malakhov, B. Y. Romashov, S. E. Spiridonov

S U M M A R Y

The embryonal development of *Trichocephalus trichiurus* and *Eucoleus oesophagicola* is described. Clevage of both species is full, bilaterally-symmetrical, determined. At the two blastomere stage the epidermis material is localized in the anterior one. The development of both species lacks the rhomb figure characteristic of nematodes. The mouth opening breaks independent of blastopore. The stylet anlage formation was noted for *T. trichiurus*.

---